太白蝎蛉消化道形态学与组织学研究

刘书宇，花保祯*

（西北农林科技大学昆虫研究所，教育部植保资源与病虫害治理重点实验室，陕西杨凌 712100）

摘要：利用光学显微镜和扫描电子显微镜，在形态学和组织学水平上研究了太白蝎蛉 *Panorpa obtusa* Cheng 成虫消化道的结构。结果表明：蝎蛉消化道由前肠、中肠、和后肠组成。前肠包括咽喉、食道、和前胃，但没有嗉囊，其中咽喉可分为骨化的前咽和附着扩肌的后咽(咽喉唧筒)；前胃壁很厚，内膜上长有许多排列整齐、紧密的棕色胃刺，司过滤、暂时储存和磨碎食物的功能；前肠末端有 6 个贲门瓣伸入中肠。中肠较长且膨大，其肠壁细胞由柱状细胞和再生细胞组成；肠壁细胞外分别为环肌和纵肌，无胃盲囊，也未观察到围食膜。6 根棕红色的马氏管位于中、后肠分界处。后肠分为不对称的“V”字型回肠、环状结肠、以及膨大透明的直肠，直肠内壁上有 6 个交替排列的直肠垫。最后简要讨论了蝎蛉消化道的结构与功能，及其在蝎蛉科昆虫分类中的意义。

关键词：长翅目；蝎蛉科；太白蝎蛉；消化道；构造；组织学

中图分类号：Q964 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2009)07-0808-06

Morphology and histology of the alimentary canal in scorpionfly *Panorpa obtusa* (Mecoptera: Panorpidae)

LIU Shu-Yu, HUA Bao-Zhen* (Key Laboratory of Plant Protection Resources and Pest Management, Ministry of Education, Institute of Entomology, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The morphology and histology of the alimentary canal in the scorpion-fly *Panorpa obtusa* Cheng were investigated using light and scanning electron microscopy. In an antero-posterior direction, the foregut includes a pharynx, an oesophagus, and a proventriculus, but is devoid of crop. The elongate pharynx is subdivided into the anterior pharynx and the posterior pharynx or pharyngeal pump, which is inserted with dilator muscles. The proventriculus possesses numerous uniform brown proventricular acanthae on the sclerotized intima, performing the functions of filtrating, grinding, and temporarily storing food particles. Six cardiac valves protrude into the midgut. The long midgut is distensible with longitudinal muscles outside circular muscles; the epithelium consists of large columnar and small regenerative cells. There are no gastric caeca and peritrophic membrane. Six long brown Malpighian tubules are located at the junction between the midgut and the hindgut, extending freely into the heamocoel. The hindgut is subdivided into a V-shaped ileum, a loop-shaped colon, and a translucent, distensible rectum where six rectal pads are located alternatively. Finally, the structure and function of the alimentary canal and its significances in Panorpidae taxonomy are briefly discussed.

Key words: Mecoptera; Panorpidae; *Panorpa obtusa*; alimentary canal; structure; histology

昆虫的消化系统由消化道和唾液腺组成。消化道主要司摄取、运送、消化食物、以及吸收营养物质，此外还具有控制水分和离子平衡、排泄等功能(Klowden, 2007)。根据胚胎期组织学来源和功能分化，消化道可分为前肠、中肠和后肠。其中前肠和后肠起源于外胚层，而中肠则来源于内胚层(Chapman, 1998)。前肠从口开始，包括咽喉、食道、嗉囊、和前胃；贲门瓣伸入中肠，用以调节食物进入中肠的量。中肠一般呈管状，后端与后肠相接处的幽门瓣控制食物残渣排入后肠。后肠一般分为回肠、结肠和直肠(Snodgrass, 1935)。由于取食方式和食物类型的差异，不同昆虫类群的消化道常发生不同程度的变异。例如取食固体食物的昆虫，其消化道一般粗短，前胃外包有强壮的肌肉层，前

基金项目：国家自然科学基金项目(30670255)；科技部科技基础性工作专项(2006FY120100)

作者简介：刘书宇，女，1983 年 8 月生，蒙古族，内蒙古呼和浩特人，硕士研究生，研究方向为昆虫形态学，E-mail：liushuyu962@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: huabzh@nwsuaf.edu.cn

收稿日期 Received：2009-04-04；接受日期 Accepted：2009-06-09

胃内面常具有齿状或板状的表皮突起；而取食液体食物的昆虫常无前胃，整个消化道较长，前肠前段常特化成咽喉唧筒(Snodgrass，1935)，嗉囊的形状和位置、中肠的结构在不同昆虫中也有较大变异(Terra and Ferreira，2003)。深入研究消化道的结构，对于探讨昆虫的食性及其系统发育具有重要意义。

长翅目(Mecoptera)是最古老的全变态类(Holometabola)昆虫，在昆虫纲(Insecta)系统发育中占据重要地位(Byers and Thornhill，1983)。蝎蛉科(Panorpidae)是北半球最常见的长翅目昆虫，其成虫头部向下延长成喙状，咀嚼式口器位于喙的末端，取食垂死或刚死的动物如昆虫、蜗牛等(Hepburn，1969b)。然而长翅目昆虫消化系统的研究国外十分罕见，只有早期少数有限的形态学观察(Miyaké，1913；Potter，1938)，而国内则迄今尚未涉及；消化道的组织学仅 Grell(1938)进行了简单描述，缺乏详细的超微结构研究。因此，本文利用光学显微镜和扫描电子显微镜，对秦岭山区常见的太白蝎蛉 *Panorpa obtusa* Cheng 的消化道形态结构和组织学进行了详细研究。

1　材料与方法

1.1　材料来源及预处理

研究对象为太白蝎蛉 *Panorpa obtusa* Cheng，1949 成虫，2007 年 6 月 12 日采集于陕西省太白县红沟林场(北纬 33°58′，东经 107°17′)，距太白县城嘴头镇以南约 20 km 处。

将采集的活成虫直接投入 Carnoy's 固定液[95% 酒精∶冰醋酸 = 3∶1(v/v)]中进行组织固定12 h，之后移入 70% 酒精中，在 4℃冰箱中保存备用。

1.2　样本处理与观察

1.2.1　消化道整体观察：选取雌、雄成虫各 5 头，置于 70% 酒精中，在 Nikon SMZ 1500 立体光学显微镜下，用小剪刀从成虫侧面剪开，去掉体壁，再小心去除脂肪、唾液腺等组织，露出完整的消化道，借助附于显微镜的绘图仪绘制消化道整体结构图。

1.2.2　扫描电镜观察：选取雄成虫 5 头，在 Nikon SMZ 1500 光学显微镜下剖出消化道，置于 2.5% 戊二醛中在 4℃固定 6 h。之后再用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.2)漂洗，丙酮梯度脱水，2 次乙酸异戊脂置换，CO_2 临界点干燥后用双面导电胶带粘于样品台上，喷金后在 Joel JSM-6360 型扫描电子显微镜下观察并数码拍照。

1.2.3　组织学观察：选取雄成虫 3 头，在 Nikon SMZ 1500 光学显微镜下剖出消化道，置于 2.5% 戊二醛中在 4℃固定 6 h。磷酸缓冲液漂洗后，用 1% 锇酸在 4℃后固定 2 h，磷酸缓冲液漂洗后梯度丙酮脱水，环氧树脂(Epon 812)和丙酮(1∶1)渗透 4 h，Epon 812 和丙酮(3∶1)渗透 12 h，纯 Epon 812 在 30℃下聚合 24 h，60℃聚合 48 h，直至完全聚合。用超薄切片机切成厚度 1 ~ 2 μm 的半薄切片，以 0.5% 甲苯胺蓝染色，在 Olympus BX-51 光学显微镜下观察并数码拍照。

2　结果

太白蝎蛉成虫消化道始于头部的口(mouth)，止于腹部末端的肛门(anus)，根据胚胎期的组织学来源和结构，可分为前肠、中肠和后肠 3 部分(图 1)。

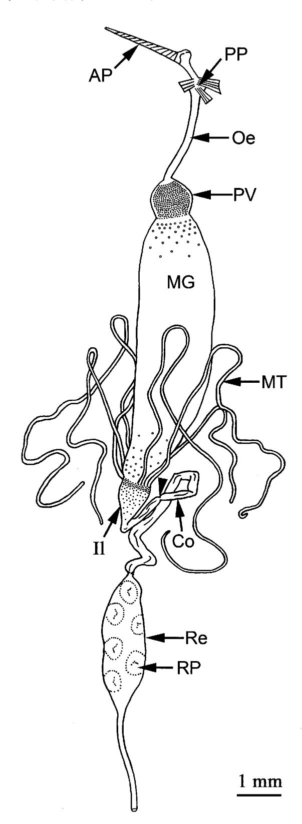


图 1　太白蝎蛉雄成虫消化道结构

Fig. 1　Alimentary canal of male adult *Panorpa obtusa*

AP：前咽 Anterior pharynx；Co：结肠 Colon；Il：回肠 Ileum；MG：中肠 Midgut；MT：马氏管 Malpighian tubule；Oe：食道 Oesophagus；PP：后咽 Posterior pharynx；PV：前胃 Proventriculus；Re：直肠 Rectum；RP：直肠垫 Rectal pad. 黑色三角符号示结肠与回肠的分界 The black triangle indicates the boundary between colon and ileum.

2.1 前肠

前肠(foregut)位于消化道的前端，可分为咽喉(pharynx)、食道(oesophagus)、和前胃(proventriculus)3 部分(图 1)。由于头部向下延伸成喙状，蝎蛉咽喉相应延长，结构独特，由一骨化的环状结构分为前咽(anterior pharynx)和后咽(posterior pharynx)。前咽始于口，经喙到达头部的额唇基沟，由一个狭长的、腹面骨化的凹槽和覆盖在其上面的膜质隆起构成，呈槽状结构，因此也称为咽喉槽(pharyngeal trough)。凹槽的前端与上颚相连，后端与围绕后咽的环状骨片的腹面相连。相对于凹槽，环状骨片的背面向外凸出，背面中间深凹，形成背面缺口的半环，额神经节就位于此凹陷中。咽喉槽的膜质部分着生有稀疏的微绒毛，前端与内唇相连，后端附着于环状骨片上(图 2：A，B)，并向背面隆起呈屋脊状，由一对强壮的肌肉连接到唇基(图 3：A)，这些肌肉控制着咽喉腔的闭合。后咽位于环状骨片之后，其上附着有扩约肌(dilator)，形成真正的咽喉，即咽喉唧筒(pharyngeal pump)。后咽在经过脑和食道下神经节的中间部位时稍有缢缩，之后又继续扩展，并与侧、背肌构成一腔室(图 1)。

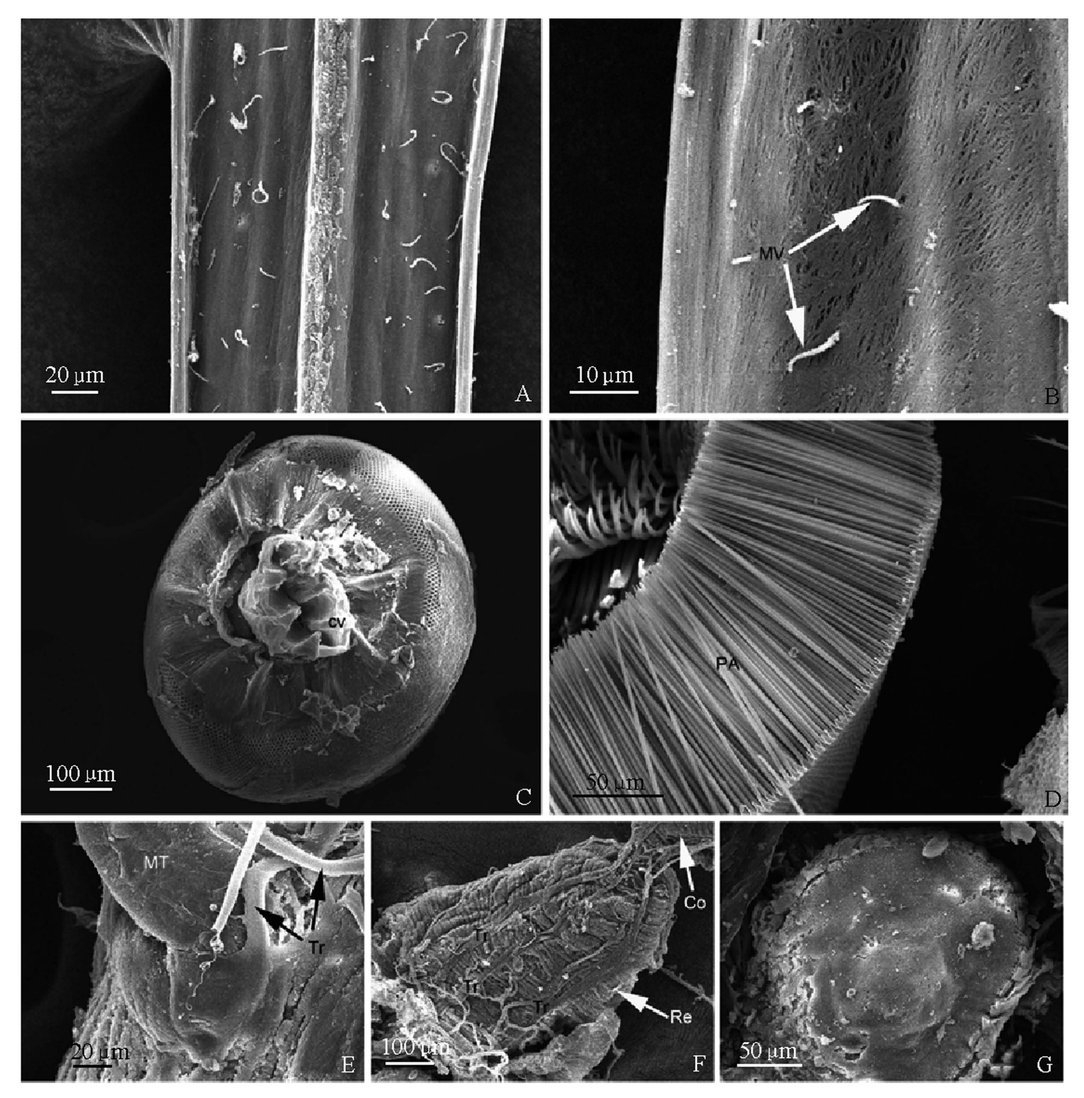


图 2 太白蝎蛉雄成虫消化道扫描电镜观察

Fig. 2 SEM of the alimentary canal in male adult *Panorpa obtusa*

A,B：前咽背面观，示稀疏微绒毛 Dorsal view of the anterior pharynx, showing microvilli；C：前胃后面观，示 6 个贲门瓣 Caudal view of the proventriculus, showing the six cardiac valves；D：前胃横切面，示整齐的胃刺 Cross section of the proventriculus, showing the uniform proventricular acanthae；E：马氏管基部，示微气管 Basal part of a Malpighian tubule, showing tracheoles；F：直肠上分布的大量气管 Numerous trachea around the rectum；G：直肠垫内面观，示乳头状突起 Inner view of the rectal pad, showing the nipple-like papillae. Co：结肠 Colon；CV：贲门瓣 Cardiac valve；MT：马氏管 Malpighian tubule；MV：微绒毛 Microvilli；PA：前胃刺 Proventricular acanthae；Re：直肠 Rectum；Tr：微气管 Tracheole.

食道在雄虫中较长，雌虫中较短，表现出一定程度的性二型现象。从组织学上看，食道壁最内为较厚的内膜，紧贴内膜的是食道壁细胞，之外为纵肌，环肌位于最外层(图 3：B)。蝎蛉的食道粗细均匀，无嗉囊(crop)分化，其暂时储存食物的功能由前胃所取代。前胃外观像一个膨大的圆球，前端连接食道，后端紧接中肠(图 1：C；图 2：C)，其位置在雌虫中一般位于前胸，雄虫中则位于中、后胸之间。从外面看，前胃内有暗棕色构造，前胃壁很厚，但骨化的内膜与其外的肌肉层很容易分开；内膜向内伸出众多密集、长度一致、光滑、长而中空的棕色胃刺，这些胃刺排列整齐，伸入前胃腔中(图2：D)，有过滤和磨碎食物的功能；肌肉层也分为内层的纵肌和外层的环肌。前胃与中肠连接处有 6 个瓣状的贲门瓣(cardiac valves)(图 2：C)，控制着食物进入中肠的量，但允许中肠中的消化酶回流进行肠外消化。

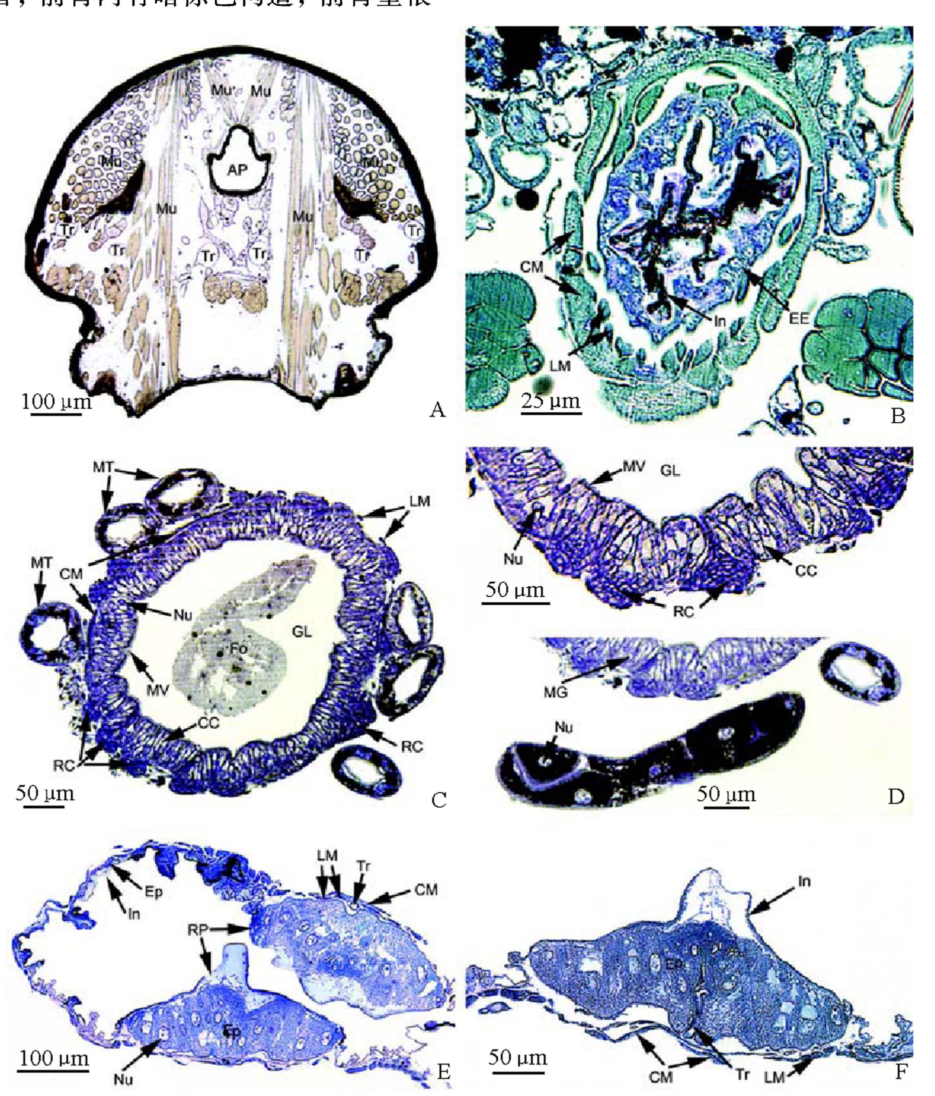


图 3　太白蝎蛉雄成虫消化道半薄切片

Fig. 3　Semithin section of the alimentary canal in male adult *Panorpa obtusa*

A：喙横切面 Cross section of the rostrum；B：食道横切面 Cross section of the oesophagus；C：中肠和马氏管横切面 Cross section of the midgut and Malpighian tubules；D：中肠肠壁横切 Cross section of the midgut epithelium；E：马氏管上皮细胞纵切面，顶端为中肠细胞，右端为马氏管横切面 Longitudinal section of the epithelium of a Malpighian tubule, with midgu Pepithelium at to Pand a cross section of Malpighian tubule at right；F：直肠横切面，示 2 个直肠垫 Cross section of the rectum, showing two rectal pads；G：直肠垫纵切面 Longitudinal section of a rectal pad. AP：前咽喉 Anterior pharynx；CC：柱状细胞 Columnar cell；CM：环肌 Circular muscle；EE：食道壁细胞 Esophageal epithelium；Ep：肠壁细胞 Epithelium；Fo：食物 Food；In：内膜 Intima；GL：肠腔 Gut lumen；LM：纵肌 Longitudinal muscle；MG：中肠 Midgut；MT：马氏管 Malpighian tubule；Mu：肌肉 Muscle；MV：微绒毛 Microvilli；Nu：细胞核 Nucleus；RC：再生细胞 Regenerative cells；RP：直肠垫 Rectal pad；Tr：微气管 Tracheole.

2.2 中肠

中肠(midgut)相对较长，从胸部向后一直延伸到第5腹节中部。中肠是消化食物和吸收营养的主要场所，在消化道中最为膨大，外表面密布小圆球状微型突起(图1)。肠壁细胞由柱状细胞(columnar cells)和再生细胞(regenerative cells)组成。柱状细胞顶膜特化成排列整齐的微绒毛(microvilli)，细胞核较大；再生细胞体积较小，成簇聚集在肠壁细胞层的基部(图3：C，D)，这些再生细胞分裂并分化形成柱状细胞，以补充和替代受损或消亡的柱状细胞。肠壁细胞外有环肌包围，最外面为纵肌，但没有胃盲囊(gastric caecum)，也未观察到围食膜(peritrophic membrane)(图3：C，D)。

2.3 马氏管

马氏管(Malpighian tubules)着生于中、后肠连接处，共6根，其中3根位于肠道背面，3根位于腹面(图1：C；图3：C)。马氏管基部外表面附着有发达的微气管(tracheoles)(图2：E)。每条马氏管均向前延伸至中肠近1/2处，尔后又向后回折，弯曲延伸，盘绕于后肠，其末端游离于血腔中。马氏管的管壁为单层上皮细胞，有4~6个大型细胞围绕管腔(图3：C，E)，每个细胞中都有大量棕红色内含物，可能为尿酸颗粒。由于这些内含物的存在，马氏管大部分呈现棕红色，只有近基部接近无色。

2.4 后肠

后肠(hindgut)从前向后依次分为幽门瓣(pylorus)、回肠(ileum)、结肠(colon)和直肠(rectum)。幽门瓣位于后肠最前端的肠腔内，控制食物残渣排入后肠。回肠前半段与中肠连接处较粗，向后逐渐变细，呈漏斗状，之后明显变窄并向前回折，使回肠整体来看呈现为不对称的“V”字型结构(图1)。回肠与结肠相接处有一明显的缢缩痕(图1：箭头)。结肠窄长，从第6腹节前端开始向前延伸，在腹腔中形成一个大环，紧贴于中肠背面之上(图1)。直肠较透明，前半段明显膨大(图1)，其外壁上围绕着许多气管(图2：F)，内壁上着生有6个左右交替排列的乳状直肠垫(图1)，直肠垫乳头状的顶部伸入直肠腔中(图2：G)。直肠垫表面的内膜很薄，有利于水分和离子的渗透；组成直肠垫的肠壁细胞十分发达，具有较大的、在光学显微镜下很容易观察到的细胞核(图3：F)，在直肠垫的中央有一根微气管穿越在细胞之间(图3：F，G)。直肠后半段明显变细，与蝎蛉腹部末端数节明显细小相适应(图1)，终止于肛门。

3 讨论

3.1 消化道的结构与功能

消化道作为消化食物和吸收营养的主要场所，其结构必然与昆虫所摄食的食物类型相一致(Gullan and Cranston, 2005)。吸食液体食物的昆虫，咽喉上附着强大的扩肌，特化成咽喉唧筒，常无前胃；而取食固体食物的昆虫，咽喉仅仅是食物的通道，一般不特化成咽喉唧筒，但通常有发达的前胃(Chapman, 1998)。奇怪的是，这两种结构同时存在于长翅目昆虫的消化道中(Hepburn, 1969a)。据此我们认为，长翅目是取食固体食物向吸食液体食物过渡的昆虫类群。

昆虫后肠形状的变异主要表现在其前端部分是否特化为回肠和结肠，以及直肠的形状。太白蝎蛉后肠前端明显特化为回肠和结肠，两者之间有一明显的缢缩痕；直肠前半段膨大，内壁着生有6个乳状内突的直肠垫。Snodgrass (1935)认为蚤目(Siphonaptera)和双翅目(Diptera)昆虫的乳状直肠垫中空，并向肠腔内形成圆锥状突起，而长翅目昆虫直肠垫没有中间空腔，为致密结构。但我们的观察发现，太白蝎蛉的直肠垫中央有中空，并向肠腔内形成乳头状突起，与前述蚤目和双翅目昆虫极为相似，进一步证明长翅目与蚤目和双翅目亲缘关系较近。

围食膜在昆虫的消化过程中有保护中肠细胞免受粗糙食物颗粒磨损和微生物侵染的作用，存在于蜉蝣目(Ephemeroptera)、蜻蜓目(Odonata)、直翅目(Orthoptera)、鳞翅目(Lepidoptera)幼虫、脉翅目(Neuroptera)、鞘翅目(Coleoptera)、大部分膜翅目(Hymenoptera)以及双翅目昆虫中(Snodgrass, 1935)，这些昆虫大多取食固体食物；而在半翅目(Hemiptera)、缨翅目(Thysanoptera)、虱毛目(Phthiraptera)、啮虫目(Psocoptera)、缺翅目(Zoraptera)、捻翅目(Strepsiptera)、蛇蛉目(Raphidioptera)、鳞翅目成虫、广翅目(Megaloptera)以及蚤目等昆虫中没有发现围食膜，这些昆虫大多吸食液体食物(Terra and Ferreira, 2003)。我们在太白蝎蛉的中肠中也没有发现围食膜，这与 *Panorpa communis* 一致(Grell, 1938)。我们推测，蝎蛉中肠缺乏围食膜的原因，可能是由于它们取食柔软的动物组织，摄食之前经过初步的肠外消化，再经过前胃刺的研磨和进一步消化，经贲门瓣进入中肠时食物已近于流体，不会再对中肠肠壁细胞造成机械损害，因而从功能上来讲已不再需

要围食膜来对肠壁进行保护。然而，在双翅目的一些种类中，围食膜是由中肠前端一群特殊的分泌细胞所分泌的黏液（Chapman，1998），而这种分泌液在半薄切片中无法观察到，因此蝎蛉是否真无围食膜还有待于进一步研究。

3.2　消化道构造在昆虫分类中的意义

长翅目昆虫消化道迄今只进行过少量的形态学些研究（Stitz，1908；Miyaké，1913；Potter，1938；Grell，1938）。虽然 Miyaké（1913）认为 *Panorpa*，*Panorpodes* 以及 *Bittacus* 之间的消化道结构极为相似，而 Potter（1938）也认为长翅目 6 个科之间消化道形态无明显差异，仅前、中、后肠的相对长度不同，这与我们的研究有较大出入。从 Miyaké（1913）和 Potter（1938）的插图来看，长翅目不同科和属之间在消化道形态上存在着明显差异。

我们在研究中还对蝎蛉科其他种类的消化道结构进行了比较观察，发现太白蝎蛉与华山蝎蛉 *Panorpa emarginata* Cheng 以及拟华山蝎蛉 *P. dubia* Chou *et* Wang 的消化道整体形态十分相似，但与刘氏蝎蛉 *P. liui* Hua 和吉林蝎蛉 *P. jilinensis* Zhou 之间存在明显差别，尤其是雄成虫。太白蝎蛉雄虫的前胃一般位于中、后胸之间，食道较长；马氏管大部分为棕红色，只有近基部无色；直肠膨大，6 个直肠垫沿直肠内壁左右交替排列。而刘氏蝎蛉和吉林蝎蛉雄虫的前胃位于前胸，食道较短；马氏管呈白色；直肠整个长度粗细均匀，前半部没有明显的膨大，6 个直肠垫呈纵列式前后排列，个别标本甚至在直肠近末端处另有一个小的直肠垫（未发表资料）。此外，我们的观察还发现，太白蝎蛉、华山蝎蛉、以及拟华山蝎蛉的雄成虫唾液腺很大，而雌成虫唾液腺很小，存在明显的性二型现象；而吉林蝎蛉和刘氏蝎蛉雌、雄成虫的唾液腺都很小，没有明显的性二型现象（未发表资料）。蝎蛉科昆虫不同种类之间消化系统的明显差异，有可能为我们正在进行的蝎蛉科属级单元的修订提供重要依据。

蝎蛉前胃呈膨大的球形，内壁上着生有大量密集而整齐排列的棕色针状胃刺，与蚤目昆虫极为相似（Richards，1965）。和蚤目一样，长翅目消化道中也没有嗉囊（吴厚永和刘泉，1999；Klowden，2007）。根据前胃有胃刺这一特征，Kristensen（1975）认为长翅目与蚤目亲缘关系较近，而双翅目是这两个目的姐妹群，这种观点也得到了其他研究的支持（Hepburn，1969a；Richards and Richards，1969；Rothschild，1975）。根据我们的研究，除前胃外，消化道整体形态的相似性也证实长翅目与蚤目之间较近的亲缘关系。

致谢　感谢西北农林科技大学昆虫研究所杜小亮、侯小燕、李雪、马娜、岳超、李涛等协助采集标本以及马娜和岳超在样品处理过程中所给予的帮助；同时感谢西北农林科技大学农业生物技术中心在电镜观察中所提供的便利。

参 考 文 献（References）

Byers GW，Thornhill R，1983. Biology of the Mecoptera. *Ann. Rev. Entomol.*，28：203－228.

Chapman RF，1998. The Insects：Structure and Function. American Elsevier，New York.

Cheng FY，1949. New species of Mecoptera from northwest China. *Psyche*，56：139－173.

Grell KG，1938. Der Darmtraktus von *Panorpa communis* L. und seine Anhänge kej Larve und Imago. *Zool. Jahrb.*（*Anat.*），64：1－86.

Gullan PJ，Cranston PS，2005. The Insects：An Outline of Entomology. 3rd ed. Blackwell，Oxford.

Hepburn HR，1969a. The proventriculus of Mecoptera. *J. Georgia Entomol. Soc.*，4：159－167.

Hepburn HR，1969b. The skeleto-muscular system of Mecoptera：the head. *Univ. Kansas Sci. Bull.*，48：721－765.

Klowden MJ，2007. Physiological Systems in Insects. 2nd ed. Academic Press，California.

Kristensen NP，1975. The phylogeny of hexapod "orders"：a critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*，13：1－44.

Miyaké T，1913. Studies on the Mecoptera of Japan. *J. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo*，4：265－400.

Potter E，1938. The internal anatomy of the order Mecoptera. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*，87：467－501.

Richards AG，1965. The proventriculus of adult Mecoptera and Siphonaptera. *Entomol. News*，76：253－256.

Richards PA，Richards AG，1969. Acanthae：a new type of cuticular process in the proventriculus of Mecoptera and Siphonaptera. *Zool. Jahrb.*（*Anat.*），86：158－176.

Rothschild M，1975. Recent advances in our knowledge of the order Siphonaptera. *Ann. Rev. Entomol.*，20：241－259.

Snodgrass RE，1935. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill，New York.

Stitz H，1908. Zur Kenntnis des Genitalapparates der Panorpaten. *Zool. Jahrb.*（*Anat.*），26：538－564.

Terra WR，Ferreira C，2003. Digestive System. In：Resh VH，Cardé RT eds. Encyclopedia of Insects. Academic Press，California. 313－323.

Wu HY，Liu Q，1999. Order Siphonaptera. In：Zheng LY，Gui H eds. Insect Classification. Nanjing Normal University Press，Nanjing. 757－781.［吴厚永，刘泉，1999. 昆虫纲：蚤目. 见：郑乐怡，归鸿主编. 昆虫分类. 南京：南京师范大学出版社. 757－781］

（责任编辑：袁德成）